Migration durch Disporenverbreitung und Vikarianz bei Pflanzen – eine Analyse evolutionärer Mechanismen anhand molekularer Daten am Beispiel der Pflanzenfamilie Hyacinthaceae

M. PFOSSER

Abstract: Migration to new habitats facilitated by dispersal of diaspores and vicariance through fragmentation of past distribution areas are important factors in plant evolution, eventually leading to the formation of new species or lineages. Such processes are frequently accompanied by mutations and changes in the allele frequencies of founder populations giving rise to altered genetic and morphological composition of the resultant populations. In the asparagalean family Hyacinthaceae such processes occur both in a small scale, when local endemics are formed or when islands are newly colonized, but also in a larger scale, when migration from primary distribution centers (S Africa) to secondary centers of diversity (Mediterranean region) took place in the geological past. Reconstruction of genealogical history based on the analysis of molecular data is an important tool to illustrate such processes. Here we present phylogenetic data, corroborated by morphological, cytological, karyological and other evidence on the evolution of this monocot family.

Key words: Phylogeny, migration, vicariance, diaspore dispersal, island evolution.

Einleitung

In einem Brief an Joseph Dalton HOOKER vom 22. Juli 1879 beschrieb Charles DARWIN das plötzliche Auftreten der bedecktsamigen Pflanzen (Angiospermen) und ihr rasches Übernehmen einer dominierenden Rolle in den Fossilbelegen sowohl als ein verblüffendes Phänomen („perplexing phenomenon") als auch als ein widerwärtiges Mysterium („abominable mystery") für all jene, die an eine extrem graduelle Evolution mit langsamen Veränderungen glauben (CREPET 2000; DARWIN 1903). Mehr als ein Jahrhundert nach diesem Brief sind auch heute noch eine Reihe von Fragen zur Biogeographie von Pflanzensippen offen und stehen im Fokus vieler systematisch orientierter Wissenschaftsdisziplinen.

Lange Zeit lag die Untersuchung dieses Mysteriums mehr oder weniger ausschließlich im Aufgabenbereich der vergleichenden Morphologie, der traditionellen Taxonomie und der Untersuchung von Fossilien, wobei letztere hauptsächlich aus Pollen und Blattresten bestanden. Die fossilen Nachweise für viele Organismengruppen sind naturgemäß unvollständig und spiegeln deshalb nur ein rudimentäres Bild ursprünglicher Verbreitungsmuster wider. Nicht wenige Organismen eignen sich aufgrund ihrer Morphologie und Textur nur bedingt, oder kaum zur Fossilisierung und entziehen sich deshalb einer chorologischen oder genealogischen Interpretation morphologisch basierter Daten. In diese Gruppe mit Vertretern notorisch unterrepräsentierter Fossilbefunde fallen auch viele hauptsächlich krautige Pflanzenfamilien.

Erst durch die Entwicklung molekularer Techniken sind neue Daten und leistungsfähige Algorithmen verfügbar, die es heute besser als früher ermöglichen, solche Fragen adäquat anzusprechen. Vor allem die Analyse von DNA-Sequenzen hat uns in den letzten Jahren wichtige Einblicke in die Mechanismen und Prozesse der Diversifikation und Evolution praktisch aller organismischer Linien ermöglicht (WOESE 2000). Dieser Trend hält bis heute an und verfeinerte und verbesserte Techniken erlauben immer detailliertere Analysen bis hin zur Untersuchung der Entwicklung einzelner isolierter Populationen.

Die Evolution der Monokotyledonen

Innerhalb der Eukarya mit echtem Zellkern gehören die Angiospermen zu den umfangreichsten terrestrischen Radiationen des Lebens und repräsentieren eine Modellgruppe für das Studium von Mustern und Mechanismen der Diversifikation (DAVIES et al. 2004; WOESE

Denisia **20**,
zugleich Kataloge der
oberösterreichischen
Landesmuseen
Neue Serie **66** (2007):
379-393

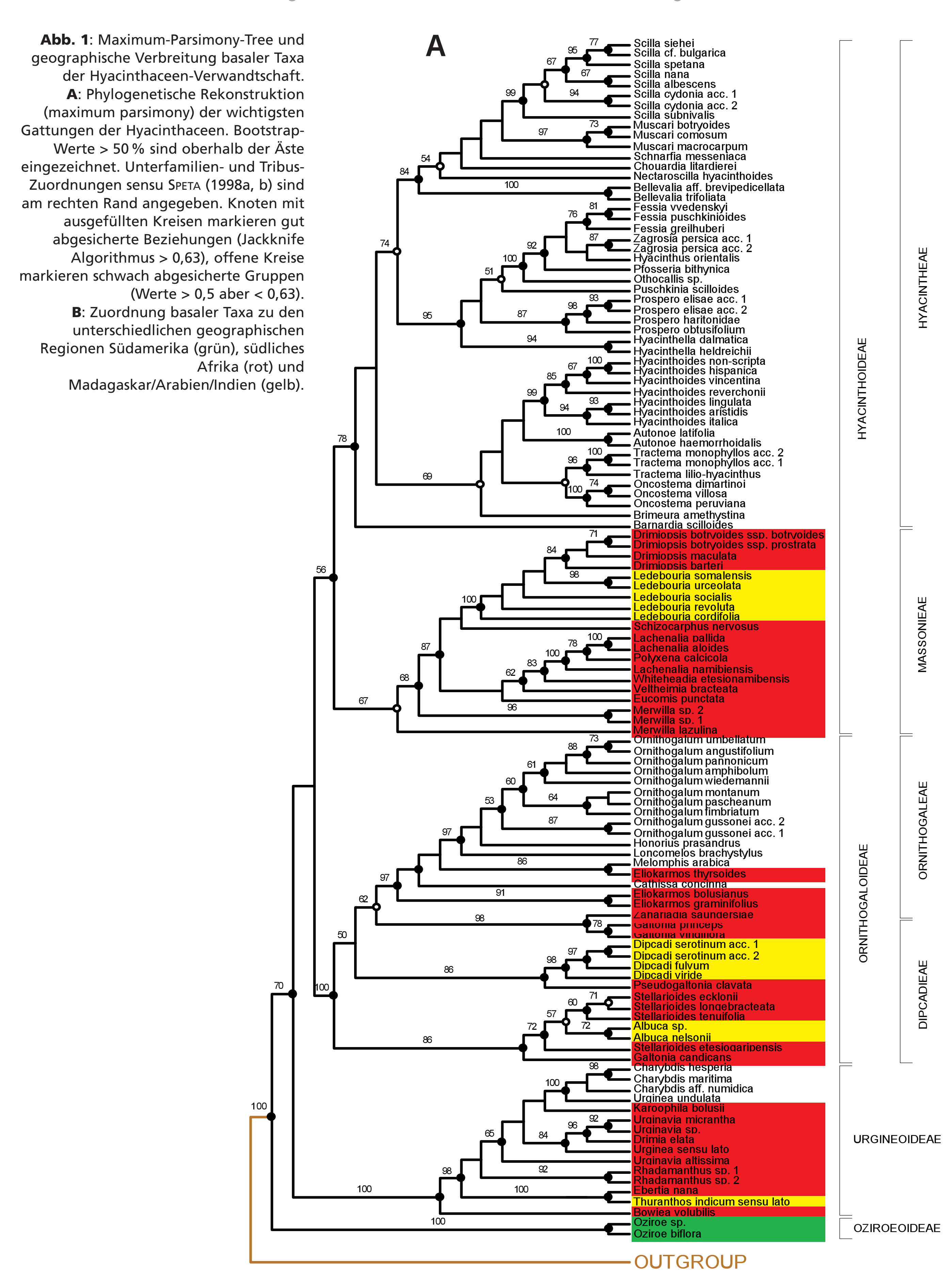


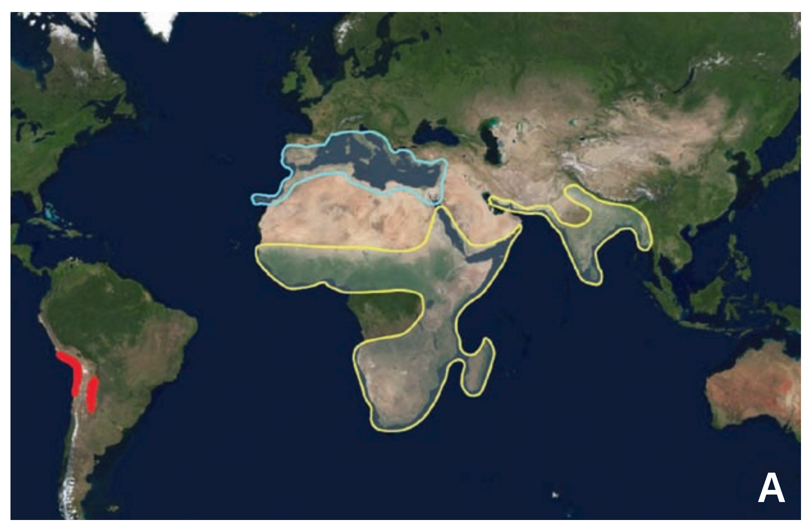
Abb. 1: Maximum-Parsimony-Tree und geographische Verbreitung basaler Taxa der Hyacinthaceen-Verwandtschaft. **A**: Phylogenetische Rekonstruktion (maximum parsimony) der wichtigsten Gattungen der Hyacinthaceen. Bootstrap-Werte > 50 % sind oberhalb der Äste eingezeichnet. Unterfamilien- und Tribus-Zuordnungen sensu SPETA (1998a, b) sind am rechten Rand angegeben. Knoten mit ausgefüllten Kreisen markieren gut abgesicherte Beziehungen (Jackknife Algorithmus > 0,63), offene Kreise markieren schwach abgesicherte Gruppen (Werte > 0,5 aber < 0,63). **B**: Zuordnung basaler Taxa zu den unterschiedlichen geographischen Regionen Südamerika (grün), südliches Afrika (rot) und Madagaskar/Arabien/Indien (gelb).



2000). Phylogenetische Beziehungen innerhalb der Angiospermen wurden in den letzten Jahren in groß angelegten Projekten unter Einbeziehung vieler verschiedener Forschungsgruppen untersucht und haben unsere Kenntnisse der Beziehungen auf Familienebene und darüber entscheidend beeinflusst (APG 1998 2003; HILU et al. 2003). Dabei wurden sämtliche DNA enthaltende Zellkompartimente (Zellkern, Plastiden und Mitochondrien) mit einer Reihe verschiedener DNA-Marker in die Analyse miteinbezogen (QIU et al. 1999, 2000).

Traditionellerweise werden alle Angiospermen in die zwei großen Gruppen der Zweikeimblättrigen (Dikotyledonen) und Einkeimblättrigen (Monokotyledonen) eingeteilt. Die molekularen Befunde konnten aber deutlich zeigen, dass die Gruppe der Zweikeimblättrigen paraphyletisch ist, und deshalb im kladistischen Sinn nicht als taxonomische Einheit geführt werden kann. Im Gegensatz dazu erscheinen in allen molekularen Untersuchungen die Einkeimblättrigen gegenüber den Zweikeimblättrigen als statistisch gut abgesicherte monophyletische Gruppe (APG 2003; ENDRESS 2004; HILU et al. 2003; QIU et al. 1999, 2000; SAVOLAINEN et al. 2000; SOLTIS et al. 1999). In allen Analysen spalteten sich die Monokotyledonen relativ bald als eigenständige Linie ab, wenngleich ihre Beziehung zu den nächsten Verwandten unter den Zweikeimblättrigen (Eumagnoliidae, Chloranthaceae oder Ceratophyllaceae) nach wie vor kontroversiell bleibt.

Fossildaten legen jedenfalls nahe, dass sich die Einkeimblättrigen in der frühen bis späten Kreidezeit stark diversifiziert haben und belegen damit ein hohes Alter für viele Entwicklungslinien innerhalb dieser Gruppe (BREMER 2000, 2002; GANDOLFO et al. 2000; VINNERSTEN & BREMER 2001). Auf Familienebene machten allerdings die molekularen Analysen größere taxonomische Umstellungen notwendig, um monophyletische Gruppen zu erzielen. Innerhalb der Ordnungen Liliales/Asparagales trugen DNA-Sequenzdaten wesentlich dazu bei Familiengrenzen zu definieren. Die Familie Hyacinthaceae beispielsweise, mit ca. 900 – 1000 Arten und rund 70 Gattungen (SPETA 1998a, b; 2001) ist heute als monophyletische Gruppe innerhalb der Ordnung Asparagales etabliert. Als Schwestergruppe fungiert mit großer Wahrscheinlichkeit die kleine nordamerikanische Familie Themidaceae (FAY & CHASE 1996, FAY et al. 2000; PFOSSER & SPETA 1999; PIRES & SYTSMA 2002). Basierend auf morphologischen Daten wurden früher die nordamerikanischen Gattungen *Camassia*, *Chlorogalum*, *Hastingsia* und *Schoenolirion* als eigene Unterfamilie Chlorogaloideae zu den Hyacinthaceen gezählt (SPETA 1998a, b). Phylogenetische Analysen (Kasten 1) von plastidären trnL-F Sequenzen zeigten allerdings deutlich, dass diese Gruppe von Pflanzen nicht direkt mit den Hyacinthaceen verwandt ist, sondern Affinitäten zu den Agavaceen aufweist (PFOSSER & SPETA 1999). Die restlichen bei den Hyacinthaceen verbliebenen Gattungen, die in den phylogenetischen Rekonstruktionen eine gut abgesicherte monophyletische Gruppe ergeben, lassen vier Unterfamilien erkennen, nämlich die monogenerische rein südamerikanischen Oziroëoideae, und die altweltlichen Unterfamilien Urgineoideae, Ornithogaloideae und Hyacinthoi-





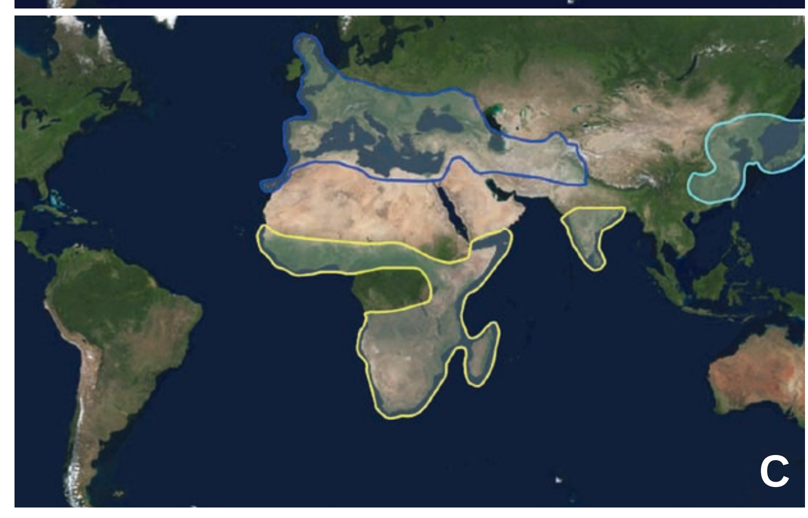


Abb. 2: Geographische Verbreitung der Hyacinthaceen.
A: Das Verbreitungsgebiet der monogenerischen, basalen Unterfamilie Oziroeoideae ist auf die Andenregion Chiles und Perus beschränkt (rot). Die Urgineoideae haben ein primäres Mannigfaltigkeitszentrum im Süden Afrikas, das sich über Madagaskar und Saudi Arabien bis nach Indien erstreckt (gelb). Der Mediterranraum ist dominiert von den Gattungen *Urginea* und *Charybdis* (blau). **B**: Unterfamilie Ornithogaloideae. **C**: Unterfamilie Hyacinthoideae mit der monotypischen rein südafrikanischen Tribus Pseudoprospereae und der Tribus Massonieae (Südafrika/Madagaskar/Saudi Arabien/Indien) in gelb und der eurasischen Tribus Hyacintheae (dunkelblau). Die ostasiatische *Barnardia*-Verwandtschaft ist hellblau gekennzeichnet.

deae (Abb. 1, Pfosser & Speta 1999; 2001a). Diese Einteilung in vier Unterfamilien wurde auch anhand phytochemischer, morphologischer, karyologischer und ultrastruktureller Daten bestätigt (Manning et al. 2004; Pfosser & Speta 2001b, 2004, Speta 1998a, b). Interessanterweise zeigen alle drei altweltlichen Unterfamilien Urgineoideae, Ornithogaloideae und Hyacinthoideae ein bimodales Verbreitungsmuster. Während nach Abtrennung der Gattungen *Camassia*, *Chlorogalum*, *Hastingsia* und *Schoenolirion* von den Hyacinthaceen in Nordamerika und Australien keine Vertreter der Familie vorkommen, verteilen sich die restlichen Taxa neben der einzigen neuweltlichen Gattung *Oziroe* in Südamerika im wesentlichen auf ein Verbreitungsgebiet südlich der Sahara (inkl. Madagaskar, Arabien, Indien) und ein nordhemisphärisches mediterranes/eurasisches Verbreitungsgebiet. Aufgrund der basalen Position vieler südafrikanischer Taxa in den phylogenetischen Rekonstruktionen (Abb. 1) wurde ein primäres Verbreitungs- und Ursprungszentrum für die gesamte Familie im südlichen Afrika postuliert (Manning et al. 2004; Pfosser & Speta 1999, 2001b, Pfosser et al. 2003, 2006), während ein sekundäres Verbreitungszentrum in der Nordhemisphäre im Mediterrangebiet erkennbar ist, wobei einzelne Arten nach Norden bis Norwegen bzw. nach Osten bis China/Korea/Japan vorstoßen (Abb. 2).

Migration und/oder Vikarianz als Erklärungsmodell für das Verteilungsmuster der Hyacinthaceen

Das Verteilungsmuster der Hyacinthaceen zeigt einige auffallende Disjunktionen (z. B.: Südamerika – Südafrika – Madagaskar – Arabien – Indien; nordhemisphärisch – südhemisphärisch; westmediterran – ostasiatisch), die die Frage nahe legen, wie diese Disjunktionen entstanden sind. Vor allem die Disjunktion zwischen den Verbreitungszentren südlich der Sahara und den mediterran-eurasischen Arten scheint ein generelles Muster innerhalb der Familie zu sein und umfasst eine Reihe von Taxa der drei Unterfamilien Urgineoideae, Ornithogaloideae und Hyacinthoideae. Am stärksten ausgeprägt ist die Trennung in der Unterfamilie Hyacinthoideae erkennbar, die letztlich zur Bildung der Triben Massonieae (südlich der Sahara, Madagaskar, Arabien und Indien) und den nordhemisphärischen Hyacintheae geführt hat (Pfosser & Speta 1999, Pfosser et al. 2003, Wetschnig & Pfosser 2003). Die monotypische Gattung *Pseudoprospero* (Südafrika) belegt in den phylogenetischen Bäumen eine isolierte, basale, auch morphologische abgesicherte Position und wurde deshalb als eigene Tribus Pseudoprospereae J.C. Manning & Goldblatt von den Massonieae abgegrenzt

(MANNING et al. 2004; PFOSSER et al. 2003; WETSCHNIG et al. 2002b). Das war allerdings nicht von vornherein klar. Bis vor kurzem bestand die allgemeine Auffassung, dass einige Gattungen sowohl nördlich als auch südlich der Sahara verbreitet sind. Dieser Umstand würde auf ein Verbreitungsmuster deuten, das eher durch Vikarianz hervorgerufen wurde als durch Migration und adaptive Radiation. Vor allem die beiden Gattungen *Scilla* und *Hyacinthus* spielten bei der Analyse der Verbreitungsmuster eine entscheidende Rolle.

Detaillierte phylogenetische Rekonstruktionen basierend auf mehreren DNA-Bereichen und unter Verwendung einer Reihe unterschiedlicher Algorithmen (Kasten 1 und 2) innerhalb der Unterfamilie Hyacinthoideae zeigten deutlich, dass die Gattung *Scilla* ein rein nordhemisphärisches Taxon ist und nicht näher mit den südafrikanischen Vertretern der Unterfamilie verwandt ist (Abb. 3). Dementsprechend mussten alle südafrikanische Arten, die ursprünglich unter *Scilla* geführt wurden als eigenständige Gattungen abgetrennt werden (PFOSSER & SPETA 1999; SPETA 1998a, b; WETSCHNIG & PFOSSER 2003). Ebenso konnte nach Wiederentdeckung und molekularen Analyse der madagassischen Art *Hyacinthus cryptopodus* gezeigt werden, dass diese Pflanze weder zur Gattung *Hyacinthus* gehört noch der Unterfamilie Hyacinthoideae zugeschrieben werden kann, sondern nahe verwandt mit südhemisphärischen Vertretern der Gattung *Drimia* (*Rhadamanthus-/Rhodocodon*-Gruppe) ist (Abb. 4; PFOSSER et al. 2006). Als Resultat dieser Untersuchungen konnte deutlich gezeigt werden, dass keine Gattung innerhalb der Hyacinthoideen existiert, die Vertreter sowohl in Afrika südlich der Sahara/Madagaskar/Arabien/Indien als auch im Mediterran-/eurasischen Verbreitungsgebiet besitzt. Als plausibelstes Erklärungsmodell muss deshalb Migration einer Vorläuferpopulation vom südlichen Afrika aus mit adaptiver Radiation nach Erreichen des Mediterranraumes angenommen werden und nicht Vikarianz einer ursprünglich weiter verbreiteten Sippe. Offensichtlich ist das Erreichen neuer Lebensräume für Diasporen der Hyacinthaceen weniger leicht möglich als die adaptive Radiation und evolutive Artbildung eines einmal eroberten Habitates. Das komplette Fehlen der Hyacinthaceen in den mediterranen Klimagebieten Nordamerikas und Australiens ist ein weiteres Indiz für die langsame, konservative Ausbreitungstendenz dieser Familie. Tatsächlich sind an den Diasporen südafrikanischer Vertreter der Hyacinthoideen keine speziellen Anpassungen für Fernverbreitung erkennbar (Abb. 5; PFOSSER et al. 2003; WETSCHNIG et al. 2002a, b)).

Gattungsgrenzen und plausible Migrations-/Vikarianzszenarios innerhalb der beiden anderen altweltlichen Unterfamilien werden nach wie vor kontroversiell diskutiert und keine generelle Übereinstimmung wurde bis jetzt erzielt (MANNING et al. 2004; PFOSSER & SPETA 1999, 2001b; PFOSSER et al. 2006; SPETA 1998a, b, 2001; STEDJE 1998, 2000, 2001). In der zuletzt publizierten Gattungssynopsis der Hyacinthaceen (MANNING et al. 2004) wurde die Zahl der Gattungen südlich der Sahara/Madagaskar/Arabien/Indien drastisch von 45 (SPETA 1998a, b; 2001) auf 15 reduziert. Am stärksten waren dabei die Unterfamilien Urgineoideae (drei Gattungen: *Bowiea*, *Drimia*, *Igidia*) und Ornithogaloideae (eine einzige Gattung: *Ornithogalum*) betroffen. Dennoch sind auch bei diesen Unterfamilien ähnliche Verbreitungstendenzen wie bei den Hyacinthoideae erkennbar. Die Verbreitung aller diploiden und deshalb wahrscheinlich ursprünglichen Sippen der mediterranen Vertreter der Urgineoideae am Nordrand Afrikas/den Balearen/Sardinien-Korsika/Süditalien macht deutlich, dass die Tethys, die während des Oligozäns und Miozäns den Atlantik mit dem Pazifik verbunden hat, eine praktisch

Phylogenetische Analysemethoden

Traditionellerweise werden phylogenetische Rekonstruktionen dazu benutzt, historische Verwandtschaftsbeziehungen von Organismengruppen darzustellen. Während bis vor ca. 25 Jahren solche Verwandtschaftsbeziehungen in der Regel auf Fossildaten und morphologischen Daten gründeten, steht heute mit der Analyse molekularer Daten ein extrem erweiterter Datensatz zur Verfügung. Unabhängig von der Art der analysierten Daten besteht ein phylogenetischer Baum aus Knotenpunkten und Linien, die Knotenpunkte verbinden. Als Knotenpunkte werden terminale (die Spitzen des Baumes = untersuchte Organismen) und interne unterschieden (Knotenpunkte, die einen gemeinsamen Vorfahren zweier oder mehrerer anderer Knotenpunkte repräsentieren). Moderne Phylogenie-Algorithmen, die in der molekularen Systematik verwendet werden, basieren im Wesentlichen auf vier Methoden (HALL, 2004): (1) **Distanz-Methoden** berechnen eine Matrix aus paarweisen Distanzen der Sequenzunterschiede der untersuchten Organismen. Die Konstruktion eines Baumes mit Knotenpunkten und Verästelungen aus diesen Daten erfolgt unabhängig von der absoluten Position der detektierten Mutationen. (2) **Parsimony-Methoden** suchen die Baumtopologie(en), die mit den wenigsten Mutationsschritten erklärbar ist (sind). Im Gegensatz zu den Distanzmethoden spielt die Position der Mutation in einer gegebenen Sequenz eine entscheidende Rolle. (3) **Maximum-Likelihood-Methoden** (ML) arbeiten nach einem ähnlichen Prinzip wie die Parsimony-Methoden und suchen nach dem Baum, der die Wahrscheinlichkeit für eine Baumtopologie anhand der untersuchten Daten maximiert (ein evolutionäres Modell wird vorgegeben). (4) **Bayesian-Inference-Methoden** sind Varianten der Maximum-Likelihood-Methoden, aber suchen im Gegensatz zu den ML-Methoden (ein einziger wahrscheinlichster Baum) ein Set von wahrscheinlichen Bäumen aus einer Gruppe aller möglichen Bäume.

1

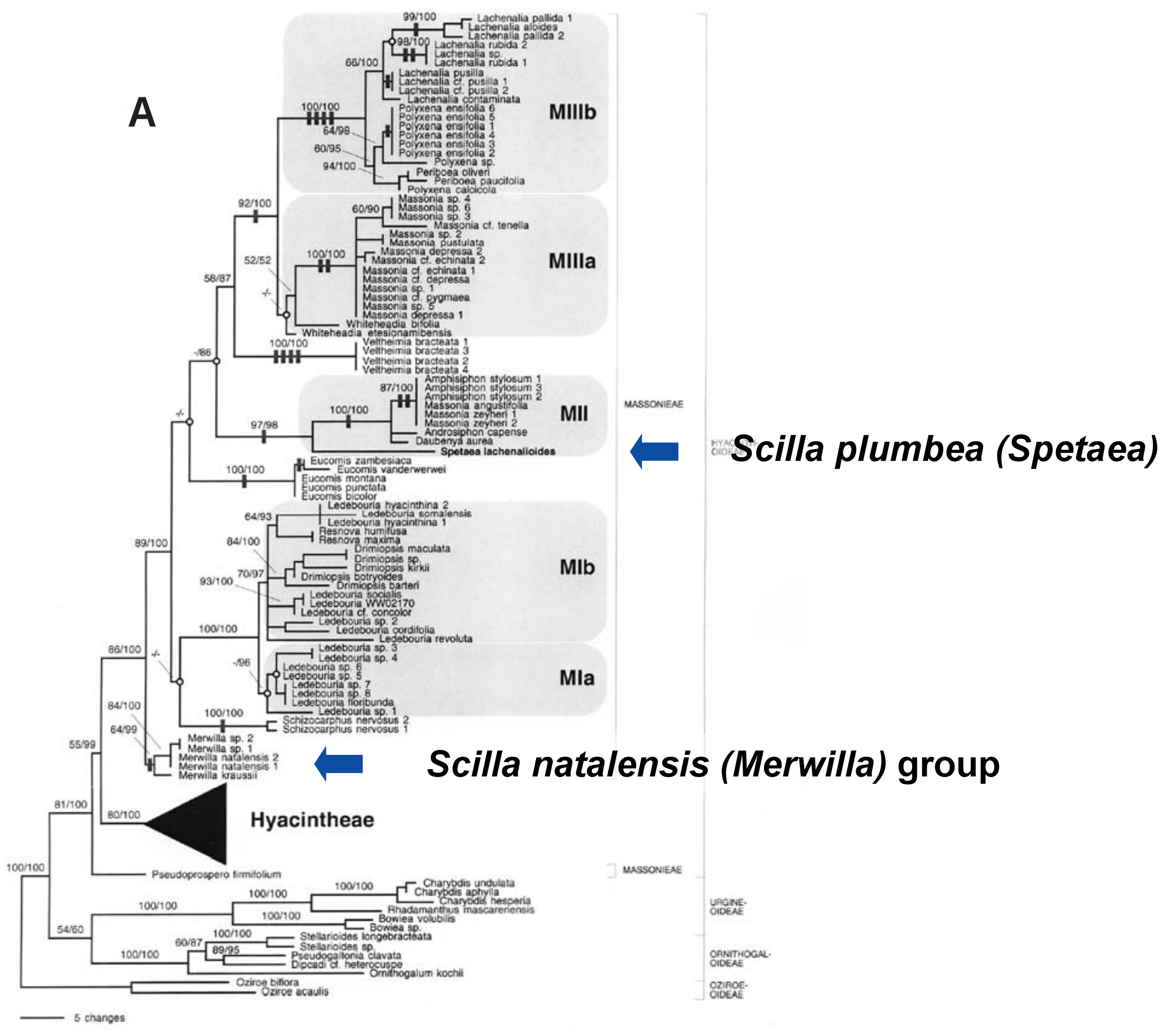
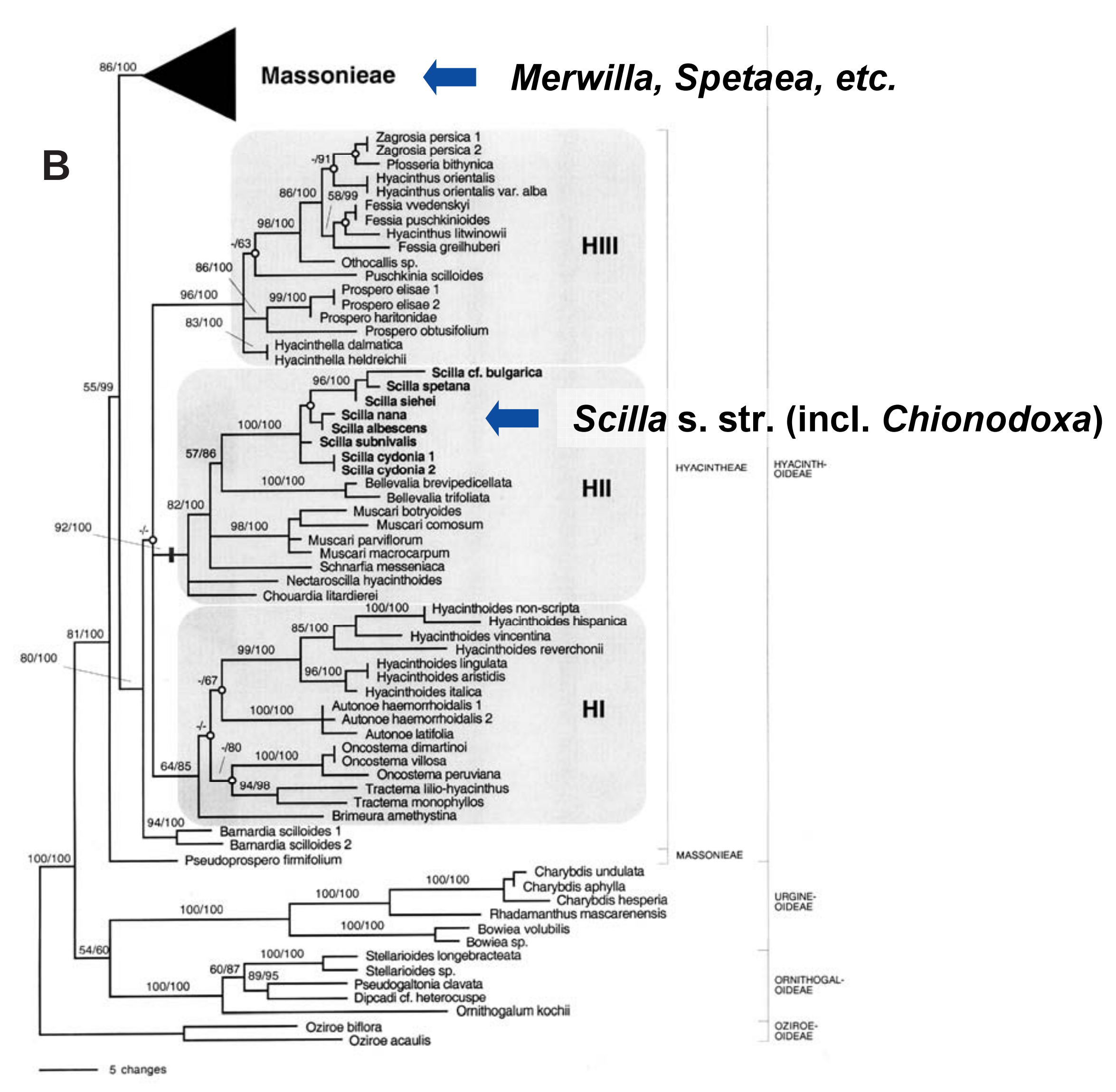


Abb. 3: Phylogenetische Rekonstruktion (majority rule, maximum parsimony) der Unterfamilie Hyacinthoideae. Bootstrap-Werte (erste Zahl) und Prozent-Konsensus-Werte (Bayesian inference; zweite Zahl) sind oberhalb der Äste eingezeichnet. Vertikale kurze Linien kennzeichnen synapomorphe Indels in den Sequenzdaten. Größere Gruppen innerhalb der Massonieae (MI – MIII) und Hyacintheae (HI – HIII) sind grau hinterlegt. **A**: Tribus Massonieae; ursprünglich zur Gattung *Scilla* gerechnete Gruppen sind blau markiert. **B**: Tribus Hyacintheae; die rein eurasische Gattung *Scilla* s. str. ist markiert.

unüberwindbare Barriere für eine Migration nach Norden dargestellt hat (Abb. 6; PFOSSER & SPETA 2001b, 2004).

Unabhängig von unterschiedlichen nomenklatorischen Auffassungen und Gattungskonzepten zeigen die molekularen Analysen deutlich, dass südafrikanische, madagassische, arabische und indische Arten aller drei altweltlichen Unterfamilien in der Regel basale Positionen in den phylogenetischen Bäumen einnehmen (Abb. 1). Die Rekonstruktion ursprünglicher Verbreitungsgebiete (Kasten 3) aus den phylogenetischen Daten (BREMER 1992; RONQUIST 1996; 1997) zeigt, dass Afrika zumindest Teil des ursprünglichen Verbreitungsgebietes und wahrscheinlich Ursprung für die gesamte Familie der Hyacinthaceen war. Aus den Daten kann demnach geschlossen werden, dass die Evolution der Hyacinthaceen im westlichen Gondwanaland begonnen hat und die Migration nach Norden eine wichtige Rolle für die Diversifikation im eurasischen sekundären Entwicklungszentrum gespielt hat. Die Richtung der Migration war höchstwahrscheinlich ein „Out-of-Africa“ Szenario mit wichtigen Migrationsrouten entlang der afrikanischen Westküste. Das Disjunktionsmuster basaler Gruppen (Südamerika – südliches Afrika – Madagaskar – Arabien – Indien) ist demnach am besten durch Vikarianz eines ursprünglich zusammenhängenden Gebietes (West-Gondwanaland) erklärbar, während die Disjunktion zum Mediterran-/eurasischen Verbreitungsmuster als Migrationsszenario „Out-of-Africa“ erklärt werden kann (Abb. 8).

Viele rezente Verbreitungsmuster von Pflanzengruppen entsprechen einem „Out-of-Africa“ Szenario und



postulieren einen alten, möglicherweise in Gondwanaland gründenden Ursprung (BREMER & GUSTAFSSON 1997; MUELLNER et al. 2006; RAVEN & AXELROD 1974). Hinweise dafür lassen sich sowohl aus der Analyse von Fossildaten aber auch aus molekularen Studien finden. Für die Familie der Hyacinthaceen gestaltet sich die Analyse solcher Daten allerdings als nicht einfach, da es keine Makrofossildaten mit eindeutiger Zuordnung gibt. Auch die Analyse palynologischer Daten ist wenig zielführend, da die Pollenmorphologie wenig differenziert ist und es deshalb oft schwierig oder sogar unmöglich ist, Pollenproben verschiedener Familien der unterschiedlichen Ordnungen Asparagales und Liliales zu unterscheiden (RAVEN & AXELROD 1974). Auch die Anwendung molekularer Uhren an Sequenzdaten brachte keine eindeutigen Ergebnisse, da sich herausstellte, dass

Zuverlässigkeit phylogenetischer Analysen

Wie vertrauenswürdig ist der Baum, der aufgrund phylogenetischer Rekonstruktionen erstellt wurde? In den meisten Fällen ist man in erster Linie an der Topologie, am Verzweigungsmuster eines Baumes interessiert und weniger an den unterschiedlichen Längen der Äste. Daher wird die Zuverlässigkeit einer phylogenetischen Rekonstruktion an der Wahrscheinlichkeit gemessen, mit der einzelne Mitglieder einer Gruppe (Clade) immer Mitglieder dieser Gruppe sind. Normalerweise wiederholt der Wissenschaftler um seine Schlussfolgerungen zu untermauern das Experiment mit unabhängigen Daten. Da bei molekularen Analysen die Daten die Sequenzen selbst sind und die Sequenzen das sind was sie sind, besteht kein Anlass das Experiment zu wiederholen (außer man will die Sequenzreaktionen selbst überprüfen), da man immer wieder zu den gleichen Sequenzen kommen würde. Um dennoch einen Messwert für die Vertrauenswürdigkeit der Baumtopologie berechnen zu können, wird das Verfahren des Bootstrapping angewandt. Dabei werden nach einem Zufallsverfahren einzelne Spalten (entspricht Nukleotid- bzw. Aminosäurepositionen der untereinander ausgerichteten Sequenzen (alignment)) ausgewählt und zu einem neuen Pseudoalignment angeordnet. Dieser Vorgang wird typischerweise 100- bis 10000mal wiederholt. Von jedem Subset werden wieder phylogenetische Bäume berechnet und ihre Topologien miteinander verglichen. Ein Bootstrap-Wert von 90 gibt daher an, dass in 90 % aller Bäume immer die gleiche Topologie erzielt wurde. Wir können uns deshalb viel sicherer über die Zugehörigkeit eines Taxons zu einem Clade sein als bei einem Bootstrap-Wert von 25.

2

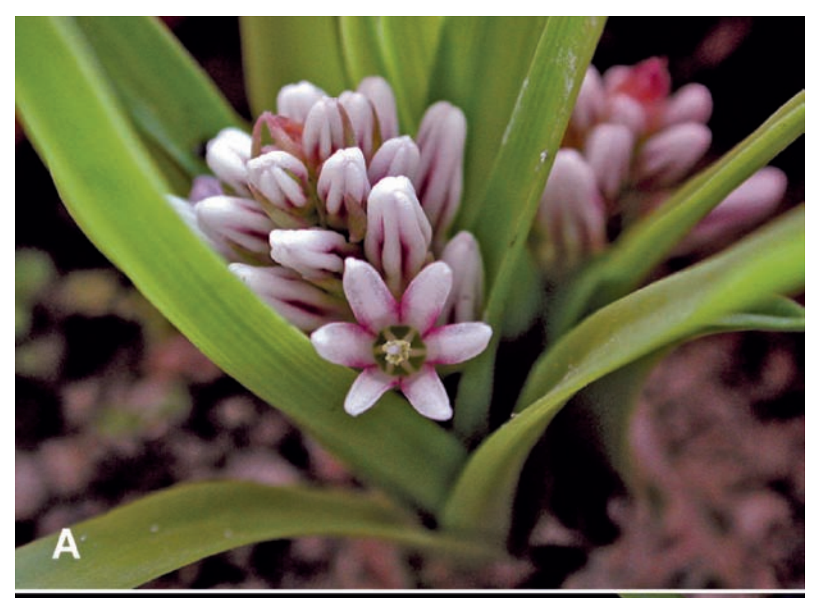




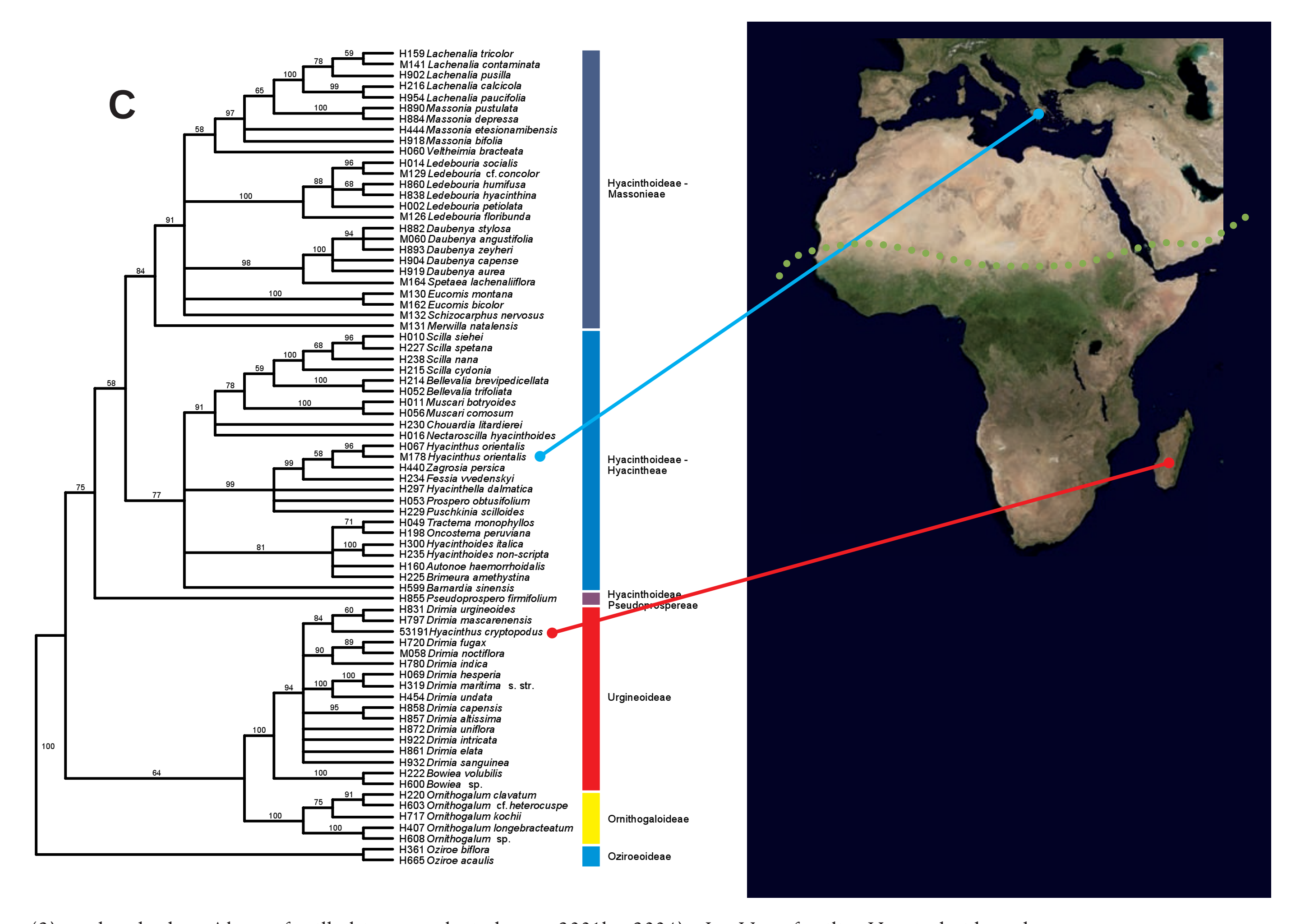
Abb. 4: Habitus (**A**), Blütenmorphologie (**B**) und molekulare Verwandtschaftsverhältnisse (**C**) von *Hyacinthus cryptopodus* aus Madagaskar. Die deutlich gespornten Brakteen, ein synapomorphes Merkmal, das nur innerhalb der Unterfamilie Urgineoideae vorkommt, sind markiert. C: Phylogenetischer Baum (strict consensus) der *Hyacinthus*-Verwandtschaft. *Hyacinthus cryptopodus* aus Madagaskar gehört zur Unterfamilie Urgineoideae und ist mit der rein nordhemisphärischen Gattung *Hyacinthus* (Hyacinthoideae – Hyacintheae) nicht näher verwandt.

Rekonstruktion ursprünglicher Verteilungsmuster

Programme wie DIVA (dispersal vicariance analysis) (Ronquist 1996, 1997) oder Ancestral Area Analysis (Bremer 1992) rekonstruieren ursprüngliche Verbreitungsmuster einer Gruppe von Organismen aus einer phylogenetischen Rekonstruktion anhand einer dreidimensionalen Kostenmatrix, die auf einem einfachen biogeographischen Modell beruht. Biogeographische Daten einer Organismengruppe werden dabei auf einem phylogenetischen Baum abgebildet. Durch den Vergleich der Gebietsoptimierungen anhand einer gegebenen Baumtopologie (notwendiger Gewinn neuer Gebiete oder Verlust ursprünglicher Gebiete) können die geographischen Regionen mit der höchsten Wahrscheinlichkeit dafür, dass sie auch Teil des ursprünglichen Verbreitungsgebietes waren, bestimmt werden. **3**

verschiedene Linien innerhalb der Hyacinthaceen sehr unterschiedliche Mutationsraten aufwiesen und deshalb strikte molekulare Uhren nicht anwendbar waren (Pfosser et al. 2004, und unveröffentlichte Ergebnisse). Bei der Verwendung von Programmen, die an phylogenetischen Bäumen Astlängen unter der Annahme von relaxierten molekularen Uhren berechnen (Sanderson 1997, 2003) bleibt nach wie vor das Problem der direkten absoluten Datierung von Knotenpunkten aufgrund des Fehlens von Fossilien bestehen. Das absolute Alter der Familie Hyacinthaceae wurde z. B. mittels mehrfacher Kalibrierungen entlang eines kompletten phylogenetischen Baumes der Angiospermen (Wikström et al. 2001) mit 41-45 Millionen Jahren und die Aufspaltung zwischen südhemisphärischen und nordhemisphärischen Arten mit 29-34 Millionen Jahren bestimmt. Diesen Berechnungen zufolge wären die Hyacinthaceen viel zu jung, um ihr heutiges Verbreitungsmuster (Südamerika – Südafrika – Madagaskar – Arabien – Indien) als einfaches Vikarianzszenario erklären zu können: Aufgrund der zeitlichen Datierung des Zerfalls des Urkontinents Gondwanaland war Madagaskar (obwohl noch mit dem indischen Subkontinent verbunden) bereits vor 120 Millionen Jahren von allen anderen gondwanischen Landmassen getrennt und seit mehr als 85 Millionen Jahren dann vollständig isoliert (Gheerbrant & Rage 2006; Krause et al. 2006; McLoughlin 2001). Es kann zwar nicht ausgeschlossen werden, dass das aktuelle Verbreitungsmuster durch Fernverbreitung („long distance dispersal“) viel jüngeren Datums ist, dann müsste aber angenommen werden, dass zufällige Verbreitungsmuster entstanden wären. Zumindest für das Verbreitungsmuster südliches Afrika – Madagaskar – Indien sind keine zufälligen, sondern gleichgerichtete Verbreitungsmuster erkennbar. Die Gattungen *Dipcadi*, *Drimia* und *Ledebouria* als Vertreter der Unterfamilien Ornithogaloideae, Urgineoideae und Hyacinthoideae kommen in allen drei biogeographischen Regionen vor und ihre geographisch separierten Arten sind mit hohen Zuverlässigkeitswerten innerhalb monophyletischer Gruppen eingebettet (Pfosser & Speta 1999, 2004, Pfosser et al. 2003, 2006).

Die Anwendung Wegeners Kontinentaldrifttheorie (Wegener 1915) und Klimarekonstruktionen mit deren Auswirkung auf die heutige Vegetation standen in letzter Zeit immer wieder im Mittelpunkt pflanzenbiogeographischer Forschung. Gondwanaland-Disjunktionen wurden dabei sowohl durch Vikarianz und „long distance dispersal“ aber auch durch laurasische Migration erklärt (Davis et al. 2002; Givinish & Renner 2004, 2004a, b). Die meisten dieser biogeographischen Erklärungsmodelle beruhen dabei auf absoluten Datierungen von Linien entlang phylogenetischer Bäume, die entweder (1) anhand der ältesten bekannten Fossilien, oder



(2) anhand des Alters fossilhältiger geologischer Schichten, oder (3) anhand des Alters relevanter paläogeographischer Ereignisse bestimmt wurden. Jede dieser Kalibrierungsmethoden hat ihre Limitierungen und steht nach wie vor im Mittelpunkt kontroversieller Debatten (HEADS 2005). Einigkeit herrscht allerdings darüber, dass die Datierung umso ungenauer wird, je weiter entfernt von der interessierenden Gruppe der datierte Knoten in phylogenetischen Rekonstruktionen liegt. Diese Ungenauigkeit mag zumindest teilweise die Diskrepanzen zwischen aktuellen Verbreitungsmustern und Altersberechnungen der Hyacinthaceen erklären. Im Unterschied zu den möglicherweise alten transkontinentalen Disjunktionen ist die Diversifikation der Kapflora (wozu auch viele der Hyacinthaceen in Südafrika gehören) ein relativ junges Ereignis und möglicherweise das Resultat klimatischer Veränderungen (COWLING et al. 2005; LINDER 2003).

Eine offene Frage stellt die Datierung der Kolonisierung des sekundären Diversifikationszentrums der Hyacinthaceen im Mediterranraum dar. Zwei Vertreter aus der Unterfamilie Urgineoideae (*Urginea fugax* und *Charybdis* spp.) haben offensichtlich den Mediterranraum unabhängig voneinander erreicht (PFOSSER & SPETA 2001b, 2004). In Unterfamilie Hyacinthoideae hat wahrscheinlich ein einziges Kolonisationsereignis dazu geführt, dass sich die eurasische und monophyletische Tribus Hyacintheae mit vielen verschiedenen Gattungen und Arten diversifiziert hat (PFOSSER et al. 2003, WETSCHNIG & PFOSSER 2003; Abb. 3b). Da die Bootstrap-Werte entlang des Rückgrates des phylogenetischen Baumes niedrig sind, könnte alternativ auch ein Szenario mit separaten Kolonisierungen des Ost- und Westmediterranraumes überlegt werden (PFOSSER & SPETA 1999; PFOSSER et al. 2003). Weniger klar erscheint die Situation in der Unterfamilie Ornithogaloideae, allerdings lassen Verbreitungsdaten innerhalb der größeren Gattungen *Ornithogalum* und *Loncomelos* sensu SPETA auf seltene Kolonisationsereignisse und anschließender rascher Diversifizierung im Mediterranraum schließen.

Eine größere Barriere für eine Migration von Pflanzensippen von Afrika aus nach Norden, stellte im Oligozän/Miozän die Tethys dar, die den Atlantik mit dem Pazifik verbunden hat (RÖGL 1998, 1999). Innerhalb der Pflanzenfamilie Hyacinthaceae kann diese Barriere anhand charakteristischer Verbreitungsmuster der diploiden Sippe *Charybdis undulata* entlang der Nordküste

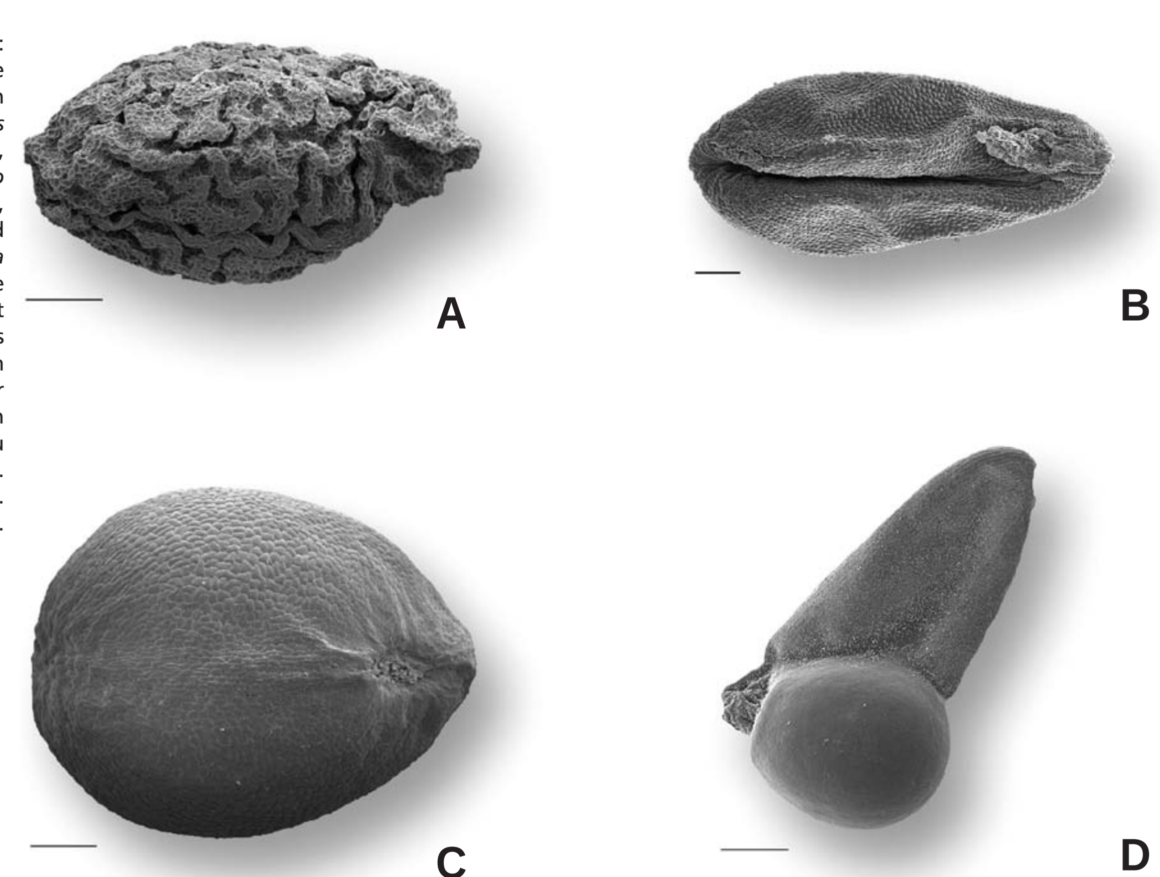


Abb. 5: Samenmorphologie der südafrikanischen Arten *Schizocarphus nervosus* (**A**), *Pseudoprospero firmifolium* (**B**), *Eucomis regia* (**C**) und *Lachenalia bulbifera* (**D**) (die sackartige Ausstülpung dient wahrscheinlich als Schwimmkörper, um das Verbreiten der Samen mit stärkeren Regenfällen zu ermöglichen). Maßstab: 0,5 mm. Fotos: W. Wetschnig.

Afrikas mit einigen wenigen zusätzlichen Lokalitäten auf den Inseln Sardinien und Korsika. Erst im späten Miozän (vor ca. 19 Millionen Jahren) formte sich die Gomphotherische Landbrücke aus und schloss damit den mediterranen Seeweg mit dem Ergebnis eines freien Austausches von Flora und Fauna zwischen Afrika und Eurasien (RÖGL 1998). Allerdings existieren in dieser Region keine diploiden und deshalb möglicherweise ursprünglichen Populationen, Arten der mediterranen Gattungen *Charybdis* und *Urginea*. Eine Besiedelung des Mediterranraumes über die Gomphotherische Landbrücke im Osten erscheint deshalb zumindest für die Unterfamilie Urgineoideae sehr unwahrscheinlich.

Als Ergebnis der Kollision der afrikanischen mit der eurasischen Platte erfuhr die zirkummediterrane Region im Miozän eine Serie paläogeographischer Umorganisationen (RÖGL 1998; SCOTESE et al. 1988). Ein wichtiger Faktor stellte dabei die Rotation von Afrika und Arabien entgegen dem Uhrzeigersinn dar. Als Ergebnis dieser Drehbewegung wurden die mediterranen Inseln Sardinien, Korsika, Sizilien, die Balearen und die Ausläufer des Apennin von ihrer ursprünglichen westmediterranen Position nach Nordosten verschoben bis sie ihre heutige Lage erreicht haben (BOCCALETTI et al. 1990; GHEERBRANT & RAGE 2006). Aufgrund neuer palinspastischer Rekonstruktionen (GHEERBRANT & RAGE 2006; RÖGL 1998, 1999) war der westliche Mediterranraum (heutiges nordwestliches Afrika, die Iberische Halbinsel, Balearen, Sardinien, Korsika, Sizilien, Apennin) in eine Serie von Inseln und unbeständige Landbrücken fragmentiert. Interessanterweise zeigt die Überlagerung der heutigen Fundorte aller diploider – und deshalb wahrscheinlich ursprünglicher – Populationen der Gattungen *Charybdis* und *Urginea* mit dieser palinspastischen Rekonstruktion eine Häufung im Westen des Mediterranraumes (Abb. 7). Eine Besiedelung vom Westmediterranraum aus erscheint deshalb um einiges plausibler als über die Gomphotherische Landbrücke im Osten.

Fossildaten belegen zusätzlich, dass während des größten Teils des Miozäns warme und wahrscheinlich saisonal trockene Bedingungen im westlichen Teil der Mittelmeerregion vorherrschten (Hartlaubgewächse), während im Osten eher feucht-warme klimatische Bedingungen mit immergrünen oder Laub werfenden breitblättrigen Taxa gegeben waren (KOVAR-EDER 2002). Auch paläopalynologische Daten deuten auf klimatische Bedingungen im Westen hin, die offene xerische Vegetationstypen wie Savannen oder sklerophylle Wälder begünstigen (SUC et al. 1999). Derartige klimatische Bedingungen ermöglichen auch das Vorkommen von Geophyten wie etwa Vertretern der Familie Hyacinthaceae, obwohl keiner der Fossilfunde eindeutig dieser Familie zugeordnet werden kann. Die Gründe für

das Fehlen von Fossildaten sind in der niedrigen Wahrscheinlichkeit der Fossilisierung von krautigen Pflanzen und der rudimentären strukturellen Differenzierung von Pollen in vielen evolutionären Linien der Monokotyledonen. Jedenfalls lassen die geographische Strukturierung und die Verteilung von diploiden Ausgangssippen darauf schließen, dass sich die Urgineoideen ausgehend von einer anfänglichen westmediterranen Kolonisierung weiter nach Osten ausgebreitet haben. Eine ursprüngliche Kolonisierung von zentralmediterranen Inseln ist auch an den spezifischen Vegetationstypen dieser Inseln ablesbar. Im Gegensatz zu ozeanischen Inseln findet man das typische Muster von adaptiver Radiation nach „long distance dispersal" nicht auf mediterranen Inseln. Charakteristisch für die mediterranen Inseln Sardinien, Korsika, den Balearen, Sizilien und dem südlichen Italien ist die Anwesenheit ganzer Florenelemente, die einen direkten Bezug zur Flora von Südspanien oder Nordafrika aufweisen (BOCQUET et al. 1978). Ähnliches trifft auch für viele andere Geophyten zu, die ein ähnliches Verteilungsmuster zeigen, wie das eben skizzierte der Gattungen *Urginea* und *Charybdis*.

Um einen detaillierteren Blick auf Artbildungsprozesse zu werfen, wurden Populationen der Gattung *Charybdis* über das gesamte Verteilungsgebiet rund um das Mittelmeer untersucht. Karyologische, Sequenz- und AFLP-Daten (amplified fragment length polymorphism) belegten dabei einen größeren Einfluss von Polyploidisierung, Hybridisierung aber auch von „long distance dispersal" für die Artbildungsprozesse innerhalb der Gattung *Charybdis* (PFOSSER & SPETA 2001b, 2004). Extrem kompliziert wird die Situation im östlichen Mediterranraum. Auf vielen Inseln kommen dort endemische Arten vor und der ostmediterrane Archipel kann in seiner Gesamtheit als Laboratorium der Evolution bezeichnet werden, da auf den unzähligen kleinen und größeren Inseln viele isolierte Sippen eine eigenständige Entwicklung genommen haben. Allerdings erfuhr diese Region eine Serie von Meeresspiegelschwankungen und tektonischen Veränderungen, die Landbrücken schuf und wieder unterbrach und damit in unterschiedlichem Ausmaß Migration und Austausch von genetischem Material ermöglichte oder Populationen isolierte (SANMARTIN 2003). Diese komplexe Situation, wie sie etwa an der Gattung *Ornithogalum* mit vielen verschiedenen Arten und unterschiedlichen Populationen auf den ostmediterranen Inseln erkennbar ist, kann nur dann befriedigend erfasst werden, wenn Populationen über ein großes Gebiet unter Einschluss aller ehemaligen Verbindungen zu weiteren Inseln oder kontinentalen Landmassen umfassend beprobt und vergleichend untersucht werden.

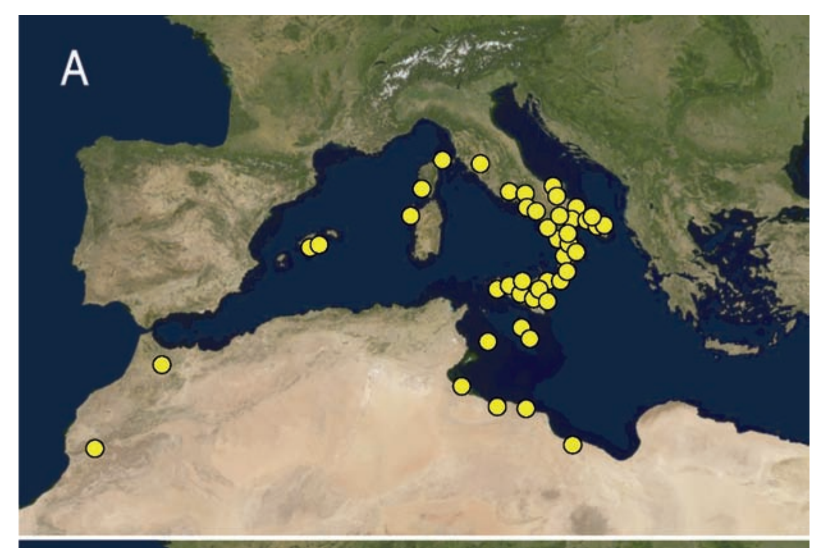






Abb. 6: Heutiges Verteilungsmuster der diploiden Taxa der Unterfamilie Urgineoideae im Mediterranraum. **A**: *Charybdis pancration*, 2n = 2x = 20; **B**: *Charybdis undulata*, 2n = 2x = 20; **C**: *Urginea fugax* (grün) und *U. olivieri* (blau), 2n = 2x = 20.

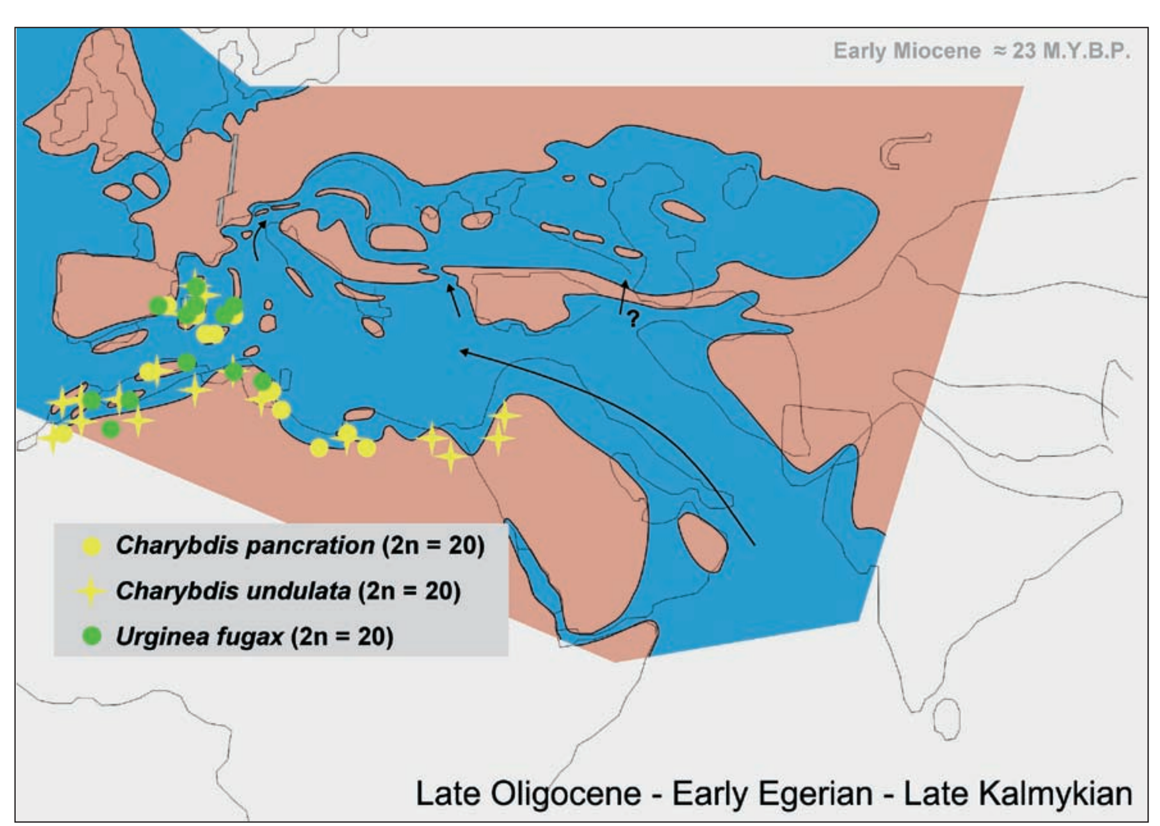


Abb. 7: Palinspastische Rekonstruktion des Mittelmerrraumes im frühen Miozän mit überlagerten Lokalitätsangaben der diploiden Arten *Charybdis pancration*, *Ch. undulata* und *Urginea fugax*. Im frühen Miozän waren die Positionen der Balearischen Inseln, Sardiniens, Korsikas und Siziliens, sowie des südlichen Italiens viel weiter westlich als heute in unmittelbarer Nähe der Iberischen Halbinsel und Nordafrikas. Die westliche Tethys war in zahlreiche Inseln fragmentiert, während im Osten ein breiter offener Seeweg die Verbindung zum Indischen Ozean herstellte.

Zusammenfassung

Migration zu neuen Lokalitäten durch Diasporenverbreitung und Vikarianz durch Fragmentierung ursprünglich zusammenhängender Verbreitungsgebiete sind wichtige Faktoren für die Evolution der Pflanzen. Als direkte Folge können dabei neue Arten oder ganze Linien oder Artengruppen entstehen. Solche Prozesse werden in der Regel von Mutationen oder Veränderungen in den Allelhäufigkeiten der Ursprungspopulationen begleitet und führen zu einer veränderten genetischen und morphologischen Zusammensetzung der resultierenden Populationen. In der Familie Hyacinthaceae (Ordnung Asparagales) werden solche Veränderungen sowohl in kleinem Maßstab bei lokalen Endemiten oder bei der Neubesiedelung von Inseln, aber auch in großem Maßstab bei der Migration von Pflanzen in der geologischen Vergangenheit aus dem primären Distributionszentrums (südliches Afrika) in sekundäre Mannigfaltigkeitszentren (Mittelmeergebiet) sichtbar. Die Rekonstruktion der genealogischen Geschichte an Hand molekularer Daten stellt ein wichtiges Hilfsmittel zur Erforschung solcher Prozesse dar. In der vorliegenden Arbeit werden phylogenetische Daten, unterstützt durch morphologische, cytologische, karyologische und andere Daten, über die Evolution der Familie Hyacinthaceae präsentiert.

Literatur

APG (1998): An ordinal classification for the families of flowering plants. — Annals of the Missouri Botanical Garden **85**: 531-553.

APG (2003): An update of the angiosperm phylogeny group classification for the orders and families of flowering plants: APG II. — Botanical Journal of the Linnean Society **141**: 399-436.

Boccaletti M., Ciaranfi N., Cosentino D., Deiana G., Gelati R., Lentini F., Massari F., Moratti G., Pescatore T., Ricci Lucchi F. & L. Tortorici (1990): Palinspastic restoration and paleographic reconstruction of the peri-Tyrrhenian area during the Neogene. — Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **77**: 41-50.

Bocquet G., Widler B. & H. Kiefer (1978): The Messinian model - a new outlook for the floristics and systematics of the Mediterranean area. — Candollea **33**: 269-287.

Bremer K. (1992): Ancestral areas: a cladistic reinterpretation of the center of origin concept. — Systematic Biology **41**: 436-445.

Bremer K. (2000): Early Cretaceous lineages of monocot flowering plants. — Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. **97**: 4707-4711.

Bremer K. (2002): Gondwanan evolution of the grass alliance of families (Poales). — Evolution; International Journal of Organic Evolution **56**: 1374-1387.

Bremer K. & M.H. Gustafsson (1997): East Gondwana ancestry of the sunflower alliance of families. — Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. **94**: 9188-9190.

Cowling R.M., Proches S. & J.H.J. Vlok (2005): On the origin of southern African subrtropical thicket vegetation. — South African Journal of Botany **71**: 1-23.

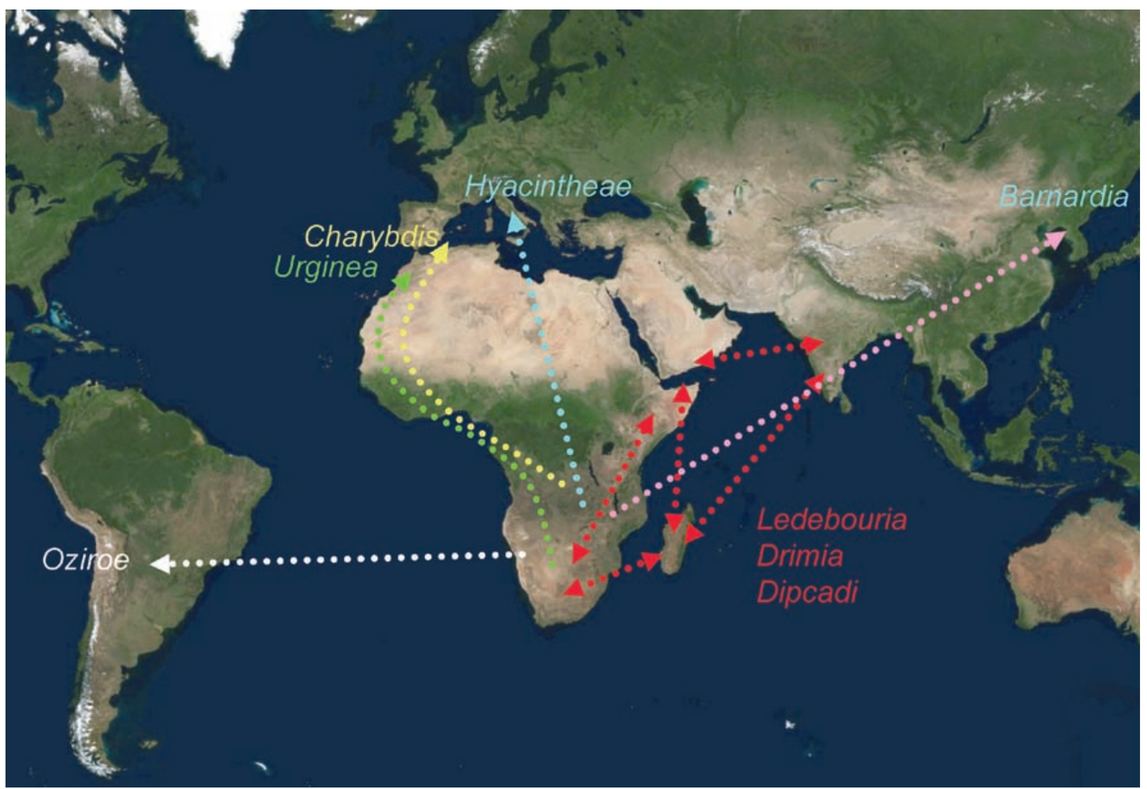


Abb. 8: Wahrscheinlichste Vikarianz- und Migrationsszenarios der Hyacinthaceen. Basale Taxa innerhalb der Unterfamilien Urgineoideae, Ornithogaloideae und Hyacinthoideae zeigen ein Gondwanaland-Verbreitungsmuster (Südafrika/Madagaskar/Saudi Arabien/Indien), das am ehesten durch Vikarianz eines ursprünglich zusammenhängenden Verbreitungsgebietes erklärt werden kann. Die Gattungen *Drimia*, *Dipcadi* und *Ledebouria* sind Beispiele dafür (rot). Die basale Unterfamilie Oziroeoideae dürfte der südamerikanische Rest der ursprünglich am Urkontinent Gondwanaland verbreiteten Populationen sein. Innerhalb der Unterfamilie Urgineoideae wurde das sekundäre Verbreitungszentrum im Mediterranraum zweimal unabhängig voneinander erreicht (*Urginea*, *Charybdis*; grün und gelb). Ein einziges Migrationsereignis innerhalb der Hyacinthoideae dürfte zur Kolonisierung des eurasischen Raumes mit anschließender rascher Diversifizierung geführt haben (blau). Die ostasiatische *Barnardia*-Verwandtschaft dürfte ebenfalls auf ein einziges unabhängiges Migrationsereignis zurückgehen.

Crepet W.L. (2000): Progress in understanding angiosperm history, success, and relationships: Darwin's "abominably perplexing" phenomenon. — Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. **97**: 12939-12941.

Darwin C. (1903). — In: Darwin F. & A.C. Seward (Eds), More Letters from Charles Darwin. Appleton, New York: 239-240, 220-222.

Davies T.J., Barraclough T.G., Chase M.W., Soltis P.S., Soltis D.E. & V. Savolainen (2004): Darwin's abominable mystery: Insights from a supertree of the angiosperms. — Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. **101**: 1904-1909.

Davis C.C., Bell C.D., Mathews S. & M.J. Donoghue (2002): Laurasian migration explains Gondwanan disjunctions: Evidence from Malpighiaceae. — Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. **99**: 6833-6837.

Endress P.K. (2004): Structure and relationships of basal relictual angiosperms. — Australian Systematic Botany **17**: 343-366.

Fay M.F. & M.W. Chase (1996): Resurrection of Themidaceae for the *Brodiaea* alliance, and recircumscription of Alliaceae, Amaryllidaceae and Agapanthoideae. — Taxon **45**: 441-451.

Fay M.F., Rudall P.J., Sullivan S., Stobart K.L., de Bruijn A.Y., Reeves G., Qamaruz-Zaman F., Hong W.P., Joseph J., Hahn W.J., Conran J.G. & M.W. Chase (2000): Phylogenetic studies of Asparagales based on four plastid DNA regions. — In: Wilson K.L & D.A. Morrison (Eds), Monocots: Systematics and Evolution. CSIRO, Melbourne: 360-371.

Gandolfo M.A., Nixon K.C. & W.L. Crepet (2000): Monocotyledons: a critical review of theeir early Cretaceous record. — In: Wilson K.L. & D.A. Morrison (Eds), Systematics and Evolution of the Monocots. CSIRO, Melbourne: 44-51.

Gheerbrant E. & J.C. Rage (2006): Paleobiogeography of Africa: How distinct from Gondwana and Laurasia? — Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **241**: 224-246.

Givinish T.J. & S.S. Renner (2004): Tropical intercontinental disjunctions: Gondwana breakup, immigration from the boreotropics, and transoceanic dispersal. — International Journal of Plant Sciences **165**: S1-S6.

Hall B.G. (2004): Phylogenetic trees made easy. — Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts: 1-221.

Heads M. (2005): Dating nodes on molecular phylogenies: a critique of molecular biogeography. — Cladistics **21**: 62-78.

Hilu K.W., Borsch T., Muller K., Soltis D.E., Soltis P.S., Savolainen V., Chase M.W., Powell M.P., Alice L.A., Evans R., Sauquet H., Neinhuis C., Slotta T.A.B., Rohwer J.G., Campbell C.S. & L.W.

CHATROU (2003): Angiosperm phylogeny based on matK sequence information. — American Journal of Botany **90**: 1758-1776.

KOVAR-EDER J. (2002): Vegetation dynamics in Europe during the Neogene. — Deinsea **10**: 373-392.

KRAUSE D.W., O´CONNOR P.M., ROGERS K.C., SAMPSON S.D., BUCKLEY G.A. & R.R. ROGERS (2006): Late cretaceous terrestrial vertebrates from Madagascar: implications for Latin American biogeography. — Annals of the Missouri Botanical Garden **93**: 178-208.

LINDER H.P. (2003): The radiation of the Cape flora, southern Africa. — Biological Reviews of the Cambridge Philosophical Society **78**: 597-638.

MANNING J.C., GOLDBLATT P. & M.F. FAY (2004): A revised generic synopsis of Hyacinthaceae in Sub-Saharan Africa, based on molecular evidence, including new combinations and the new tribe Pseudoprospereae. — Edinburgh Journal of Botany **60**: 533-568.

MCLOUGHLIN S. (2001): The breakup history of Gondwana and ist impact on pre-Cenozoic florisitc provincialism. — Australian Systematic Botany **49**: 271-300.

MUELLNER A.N., SAVOLAINEN V., SAMUEL R. & M.W. CHASE (2006): The mahogany family "out-of-Africa": Divergence time estimation, global biogeographic patterns inferred from plastid rbcL DNA sequences, extant, and fossil distribution of diversity. — Molecular Phylogenetics and Evolution **40**: 236-250.

PFOSSER M. & F. SPETA (1999): Phylogenetics of Hyacinthaceae based on plastid DNA sequences. — Annals of the Missouri Botanical Garden **86**: 852-875.

PFOSSER M. & F. SPETA (2001a): The Tree of Life: Hyacinthaceae. — http://Ag.Arizona.Edu/tree/life.html

PFOSSER M. & F. SPETA (2001b): Bufadienolides and DNA sequences: on lumping and smashing of subfamily Urgineoideae (Hyacinthaceae). — Stapfia **75**: 177-250.

PFOSSER M. & F. SPETA (2004): From *Scilla* to *Charybdis* – is our voyage safer now? — Plant Systematics and Evolution **246**: 245-263.

PFOSSER M., WETSCHNIG W., UNGAR S. & G. PRENNER (2003): Phylogenetic relationships among genera of Massonieae (Hyacinthaceae) inferred from plastid DNA and seed morphology. — Journal of Plant Research **116**: 115-132.

PFOSSER M., WETSCHNIG W., MUCINA L., MANNING J.C., REEVES C., FAY M.F., VAN DER MERWE A.M., MARAIS E.M. & D. BELLSTEDT (2004): Impact of ecological factors on evolution and radiation in Hyacinthaceae. — Recent floristic radiations in the Cape flora, 3-5 July 2004, Zurich, Switzerland: 38-39.

PFOSSER M., WETSCHNIG W. & F. SPETA (2006): *Drimia cryptopoda*, a new combination in Hyacinthaceae from Madagascar. — Linzer biologische Beiträge **38** (2): 1731-1739.

PIRES J.C. & K.J. SYTSMA (2002): A phylogenetic evaluation of a biosystematic framework: *Brodiaea* and related petaloid monocots (Themidaceae). — American Journal of Botany **89**: 1342-1359.

QIU Y.L., LEE J., BERNASCONI-QUADRONI F., SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ZANIS M., ZIMMER E.A., CHEN Z., SAVOLAINEN V. & M.W. CHASE (1999): The earliest angiosperms: Evidence from mitochondrial, plastid and nuclear genes. — Nature **402**: 404-407.

QIU Y.L., LEE J., BERNASCONI-QUADRONI F., SOLTIS D.E., SOLTIS P.S., ZANIS M., ZIMMER E.A., CHEN Z., SAVOLAINEN V. & M.W. CHASE (2000): Phylogeny of basal angiosperm: analyses of five genes from three genomes. — International Journal of Plant Sciences **161**: S3-S27.

RAVEN P.H. & D.I. AXELROD (1974): Angiosperm biogeography and past continental movements. — Annals of the Missouri Botanical Garden **61**: 539-673.

RENNER S.S. (2004a): Multiple Miocene Melastomataceae dispersal between Madagascar, Africa and India. — Philosophical Transitions of the Royal Society of London Series B: Biological Sciences **359**: 1485-1494.

RENNER S.S. (2004b): Plant dispersal across the tropical Atlantic by wind and sea currents. — International Journal of Plant Sciences **165**: S23-S33.

RÖGL F. (1998): Peleogeographic considerations for Mediterranean and Paratethys seaways (Oligocene to Miocene). — Annalen des Naturhistorischen Museums Wien **99A**: 279-310.

RÖGL F. (1999): Mediterranean and Paratethys. Facts and hypotheses of an Oligocene to Miocene paleogeography (short overview). — Geologica Carpathica **50**: 339-349.

RONQUIST F. (1996): DIVA version 1.1. Computer program and manual available from Uppsala University.

RONQUIST F. (1997): Dispersal-vicariance analysis: a new approach to the quantification of historical biogeography. — Systematic Biology **46**: 195-203.

SANDERSON M.J. (1997): A nonparametric approach to estimating divergence times in the absence of rate constancy. — Molecular Biology and Evolution **14**: 1218-1232.

SANDERSON M.J. (2003): R8s: inferring absolute rates of molecular evolution and divergence times in the absence of a molecular clock. — Bioinformatics **19**: 301-302.

SANMARTIN I. (2003): Dispersal vs. vicariance in the Mediterranean: historical biogeography of the Palearctic Pachydeminae (Coleoptera, Scarabaeoidea). — Journal of Biogeography **30**: 1883-1897.

SAVOLAINEN V., CHASE M.W., HOOT S., MORTON C.M., SOLTIS D.E., BAYER C., FAY M.F., DE BRUIJN A.Y., SULLIVAN S. & Y.L. QIU (2000): Phylogenetics of flowering plants based upon a combined analysis of plastid atpB and rbcL gene sequences. — Systematic Biology **49**: 306-362.

SCOTESE C.R., GAHAGAN L.M. & R.L. LARSON (1988): Plate tectonic reconstructions of the Cretaceous and Cenocoic ocean basins. — Tectonophysics **155**: 27-48.

SOLTIS D.E., SOLTIS P.S. & M.W. CHASE (1999): Angiosperm phylogeny inferred from multiple genes as a tool for comparative biology. — Nature **402**: 402-404.

SPETA F. (1998a): Systematic analysis of the genus *Scilla* L. s. l. (Hyacinthaceae) (Gem.). — Phyton-Annales Rei Botanicae **38**: 1-141.

SPETA F. (1998b): Hyacinthaceae. — In: KUBITZKI K. (Ed.), The Families and Genera of Vascular Plants. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York: 261-285.

SPETA F. (2001): The "true" and the "false" sea onion: *Charybdis* SPETA and *Stellarioides* MEDICUS (Hyacinthaceae), with new descriptions and combinations. — Stapfia **75**: 139-176.

STEDJE B. (1998): Phylogenetic relationships and generic delimitation of sub-Saharan *Scilla* and allied African genera as inferred from morphological and DNA sequence data. — Plant Systematics and Evolution **211**: 1-11.

STEDJE B. (2000): The evolutionary relationships of the genera *Drimia*, *Thuranthos*, *Bowiea* and *Schizobasis* discussed in

the light of morphology and chloroplast DNA sequence data. — In: WILSON K.L. & D.A. MORRISON (Eds), Monocots: Systematics and Evolution. CSIRO, Melbourne.

STEDJE B. (2001): Hyacinthaceae – The generic delimitation within Hyacinthaceae, a comment on works by F. Speta. — Bothalia **31**: 192-195.

SUC J.-P., FAUQUETTE S., BESSEDIK M., BERTINI A., ZHENG Z., CLAUZON G., SUBALLYOVA D., DINZ F., QUEZEL P., FEDDI N., CLET M., BESSAIS E., BACHIRI TAOUFIQ N., MEON H. & N. COMBOURIEU-NEBOUT (1999): Neogene vegetation changes in West European and West Circum-Mediterranean areas. — In: AGUSTI J., ROOK L., & P. ANDREWS (Eds), Hominid Evolution and Climate in Europe. Cambridge University Press, Cambridge: 378-388.

VINNERSTEN A. & K. BREMER (2001): Age and biogeography of major clades in Liliales —American Journal of Botany **88**: 1695-1703.

WEGENER A. (1915): Die Entstehung der Kontinente und Ozeane. — Viehweg, Braunschweig, Germany: 1-94.

WETSCHNIG W., PFOSSER M. & G. PRENNER (2002a): Samenmorphologische und molekulare Untersuchungen zur Sippengliederung der Massonieae (Hyacinthaceae). — 10. Österreichisches Botanikertreffen, 30. Mai–1. Juni 2002 Gumpenstein, A-8952 Irdning: 153.

WETSCHNIG W., PFOSSER M. & G. PRENNER (2002b): Zur Samenmorphologie der Massonieae BAKER 1871 (Hyacinthaceae) im Lichte phylogenetisch interpretierter molekularer Befunde. — Stapfia **80**: 349-379.

WETSCHNIG W. & M. PFOSSER (2003): The *Scilla plumbea* puzzle-present status of the genus *Scilla* sensu lato in southern Africa and description of *Spetaea lachenaliiflora*, a new genus and species of Massonieae (Hyacinthaceae). — Taxon **52**: 75-91.

WIKSTRÖM N., SAVOLAINEN V. & M.W. CHASE (2001): Evolution of the angiosperms: calibrating the family tree. — Proceedings of the Royal Society of London Series B **268**: 2211-2220.

WOESE C.R. (2000): Interpreting the universal phylogenetic tree. — Proceedings of the National Academy of Sciences, U.S.A. **97**: 8392-8396.

Anschrift des Verfassers:

DI Dr. Martin PFOSSER
Biologiezentrum der
Oberösterreichischen Landesmuseen
Johann-Wilhelm-Klein-Str. 73
4040 Linz
Austria
E-Mail: m.pfosser@landesmuseum.at